N° 35. **H. Wildermuth und E. Hadorn,** Zürich. — Differenzierungsleistungen der Labial-Imaginalscheibe von *Drosophila melanogaster*. (Mit 4 Textabbildungen.)

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich [1].

1. Einleitung

Von der Labial-Imaginalscheibe wird bei Demerec (1950) lediglich erwähnt, dass aus ihr der Rüssel der Imago hervorgehe. Die vorliegende Arbeit setzte sich zum Ziel, die Differenzierungsleistungen der Labialscheibe morphologisch und experimentell zu analysieren. Diese Scheibe stellt innerhalb der Imaginalscheiben insofern einen Spezialfall dar, als sie als paarige Anlage ein unpaares Organ differenziert.

2. Material und Methode

Für unsere Versuche verwendeten wir den Wildstamm «Sevelen» von *Drosophila melanogaster*. Die Larven wurden auf Standardfutter (Mais, Agar, Zucker, Hefe) bei 25° C gehalten. Die Imaginalscheiben sezierten wir in steriler isotonischer Lösung heraus und implantierten sie anschliessend in die Larvalwirte. Die metamorphosierten Transplantate wurden in Faure'sche Lösung eingeschlossen.

3. Derivate der Labialscheibe in situ

Eine Beschreibung des Rüssels von *Drosophila melanogaster* findet sich bei Demerec (1950). Da sie aber sehr wenig ins Detail geht, schien es für unsere Experimente notwendig, die Morphologie des Rüssels eingehender und quantitativ zu bearbeiten.

Der Rüssel von *Drosophila* (Abb. 1) setzt sich aus drei gelenkig verbundenen Teilen zusammen, nämlich aus *Basi-*, *Medi-* und *Distiproboscis* (BP, MP und DP). Da sich aus den Labialscheiben

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Karl Hescheler-Stiftung.

nur die beiden distalen Teile entwickeln, soll der *Basiproboscis* nicht weiter berücksichtigt werden. Der *Mediproboscis* besteht aus

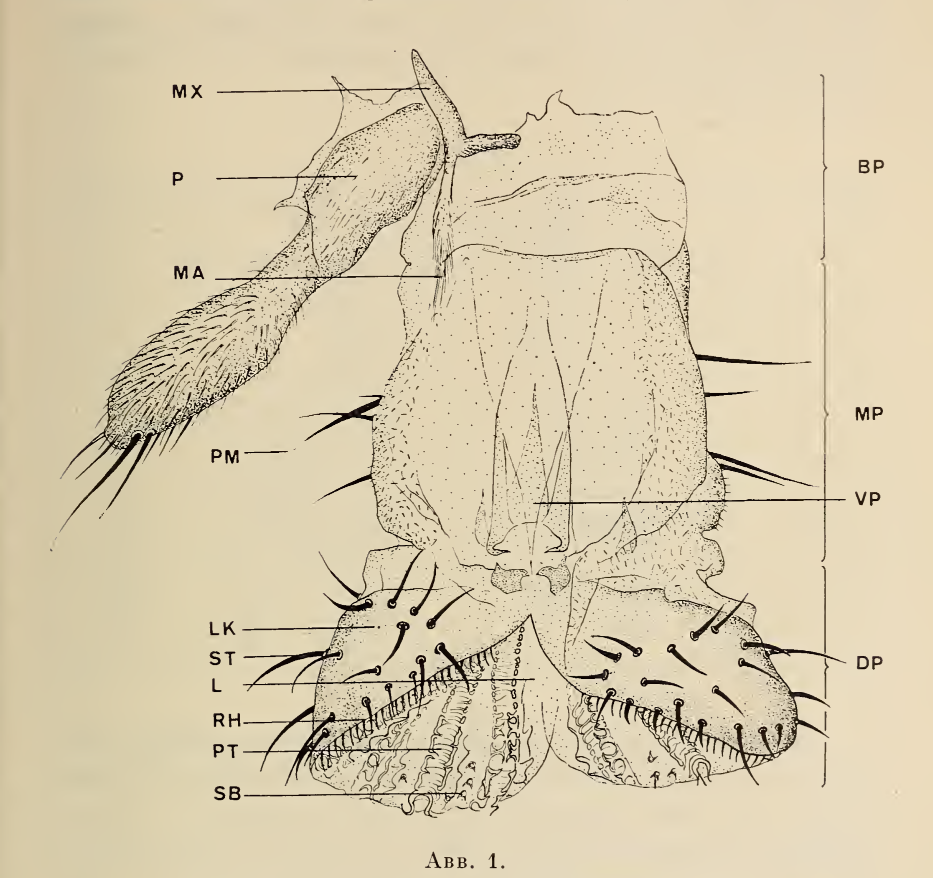


Abb. 1.

Situpräparat des Rüssels von *Drosophila melanogaster*.
BP = *Basiproboscis*, MP = *Mediproboscis*, DP = *Distiproboscis*, MX = Maxille, P = Maxillarpalpus, MA = Maxillarapodem, PM = Praementalborsten, LK = Labellarkalotte, ST = *Sensilla trichodea*, L = Labialpolster, RH = Randhaare, PT = Pseudotracheen, SB = *Sensilla basiconica*. Vergr. 135 ×.

einem zylindrischen Rohr, das dorsal und lateral membranös gebaut und ventral von einer rechteckigen sklerotisierten Platte, dem *Praementum* (PM, Abb. 2), bedeckt wird. Der häutigen Membran liegt dorsal ein schwach sklerotisierter Schild, die vordere Labialplatte (VP), auf, welche lateral von einem Paar lanzettförmiger Plättchen begrenzt wird. Die Membran selber ist dicht

mit kurzen Haaren besetzt. Das *Praementum* (Abb. 2) ist ebenfalls gleichmässig behaart. Ausserdem stehen auf dem *Praementum* rund 10 grosse Borsten, die in charakteristischer Weise angeordnet sind. Die quantitative Analyse aller Rüsselteile ist in Tabelle 1 zusammengefasst.

Tab. 1.

Mittlere Anzahl ($\bar{x}$) *der Praementalborsten* (PM), Sensillae trichodeae (ST) *und Pseudotracheen* (PT) in situ.

s = Standardabweichung. n = Anzahl untersuchter Fälle.

		n	$\bar{x}$	s
PM	linke Hälfte	25	5,4	0,5
	rechte »	25	5,9	0,9
	total	25	11,3	1,2
ST	linke Hälfte	18	37,0	2,2
	rechte »	17	37,6	1,7
	total	17	74,3	3,2
PT	linke Hälfte	27	4,7	0,6
	rechte »	27	4,4	0,6
	total	27	9,1	0,9

Der *Distiproboscis* wird gebildet von der paarigen, blasig erweiterten Fortsetzung des *Mediproboscis*. Beim Ausstrecken des Rüssels werden die beiden Blasenhälften auseinandergepresst, während median eine Membran mit den strahlig verlaufenden Pseudotracheen (PT) erscheint. Im ausgeklappten Zustand kann man gut unterscheiden zwischen den ventralen Labialpolstern (L) und dorsalen halbkugeligen Chitingebilden. Wir bezeichnen diese als Labellarkalotten (LK). Sie sind dicht mit mittelstarken Borsten (*Sensillae trichodeae*, ST) besetzt. Die Mundöffnung an der Basis des *Distiproboscis* wird von einer hufeisenförmigen, stark sklerotisierten Spange, dem Oralskleriten, eingefasst. An dieser Stelle entspringen die Pseudotracheen. Es sind durchbrochene Röhrengebilde, in welche bei der Nahrungsaufnahme Speichel einfliesst. Zwischen den Pseudotracheen sind jeweils, in wahlloser Anordnung und Zahl, *Sensillae basiconicae* (SB) eingestreut. Die Grenze zwischen Labellarkalotte und Pseudotracheal-Membran ist gekennzeichnet durch

eine Reihe feiner Haare, welche sich durch die Regelmässigkeit ihrer Zwischenräume charakterisieren. Wir bezeichnen sie als Randhaare (RH).

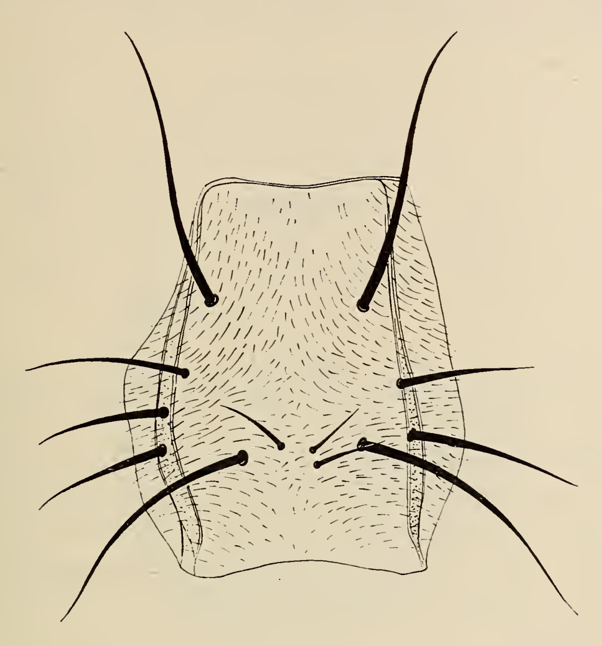


ABB. 2.
Situpräparat des Praementums von *Drosophila melanogaster*. Vergr. 150 ×.

4. ENTWICKLUNGSLEISTUNG EINER LABIALSCHEIBE IN LARVEN DES SPÄTEN DRITTEN STADIUMS

Um die prospektive Bedeutung der Labialscheibe festzustellen, implantierten wir totale intakte Scheiben aus verpuppungsreifen Larven in Wirtslarven des späten dritten Stadiums (96 ± 4 h). Die Analyse der metamorphosierten Transplantate ergab, dass eine Scheibe aus einem Spender des späten dritten Stadiums im gleichalterigen Wirt eine sagittale Hälfte von *Medi- und Distiproboscis* differenziert (Abb. 3). Dabei können folgende «Elemente» und Strukturen zur qualitativen und quantitativen Analyse herangezogen und mit der Entwicklungsleistung *in situ* verglichen werden:

a) *Mediproboscis:* Haare auf der Lateral-Membran. *Praementum* mit Borsten;

b) *Distiproboscis:* Pseudotracheen. Labellarkalotten mit *Sensillae trichodeae.* Randhaare. *Sensillae basiconicae.*

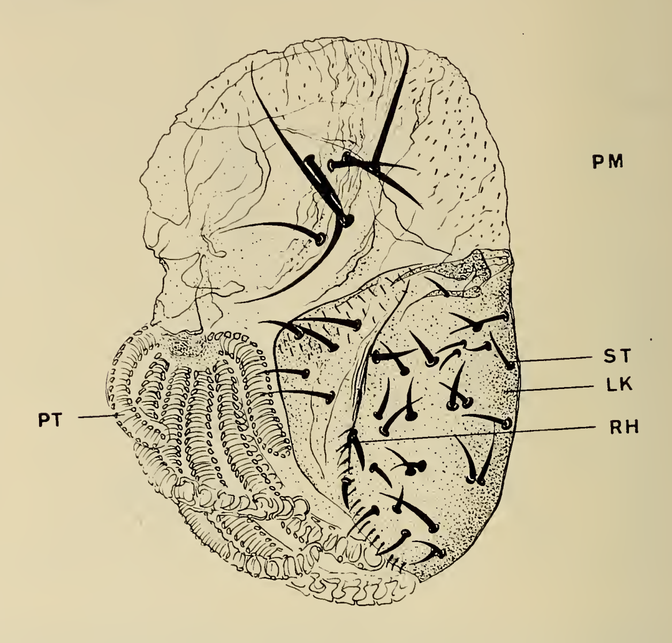


Abb. 3.

Metamorphosiertes Transplantat einer Labialscheibe.
Spender verpuppungsreif, Wirt 96 Stunden alt.
Abkürzungen wie in Abb. 1. Vergr. 120 ×.

Die Borstenzahlen sind ein wertvolles Mass für quantitative Vergleiche, insbesondere für Untersuchungen von Regulationsleistungen. Die Zahlenwerte sind in Tabelle 2 zusammengefasst.

Der *Mediproboscis* erscheint in metamorphosierten Transplantaten stark zusammengeschrumpft. Besonders eindrücklich manifestiert sich diese Flächenreduktion auf der Praementalplatte, wo einzelne Borsten so nah zusammengerückt sind, dass sich ihre Sockel teilweise berühren (Abb. 4). Die Borsten sind aber gleich gross wie *in situ.* Neben dem *Praementum* können auch Fragmente der lateralen *Medi-Proboscis*-Membran mit feinen Haaren nachgewiesen werden.

Vom *Distiproboscis* lassen sich in metamorphosierten Transplantaten alle Strukturen identifizieren, die man auch *in situ* beobachten kann. Einzig der Oralsklerit ist selten eindeutig zu erkennen. Im Gegensatz zum *Mediproboscis* erscheint der *Distiproboscis* nicht zusammengeschrumpft. Die Differenzierung der Pseudotracheen erscheint oft empfindlich gestört. In 20% der Fälle sind sie verzweigt. Vielfach sind nur Fragmente vorhanden.

Der quantitative Vergleich zwischen den Implantaten und der Entwicklungsleistung *in situ* zeigt eindeutig, dass eine Labialscheibe in unserer Versuchsanordnung die sagittale Hälfte von *Medi-* und *Distiproboscis* differenziert. Allerdings konnten wir in seltenen Fällen eine quantitative Mehrleistung beobachten.

5. Entwicklungsleistung einer Labialscheibe in Wirtslarven des mittleren dritten Stadiums

Hadorn und Chen (1956) sowie Ursprung (1959, 1962) zeigten an der Genitalscheibe, dass Regenerations- und Regulationsleistungen mit der Aufenthaltsdauer im Wirt korreliert sind. Um die Regulationsfähigkeit der Labialscheibe zu prüfen, implantierten wir totale intakte Scheiben aus verpuppungsreifen Spendern in Wirte des mittleren dritten Stadiums. Die metamorphosierten Transplantate zeigten deutliche Mehrleistungen verglichen mit den Implantaten, die in alte Larven verpflanzt wurden (Tab. 2).

Tab. 2.

Mittlere Anzahl ($\bar{x}$) *der Praementalborsten* (PM), Sensillae trichodeae (ST) *und* Pseudotracheen (PT), *hervorgegangen aus einer Labialscheibe* in situ *und in Transplantaten (Wirte 96 ± 4 h bzw. 72 ± 4 h alt.).*

s = Standardabweichung. n = Anzahl untersuchter Fälle.

	in situ			96 h			72 h		
	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s	n	$\bar{x}$	s
PM	25	5,4	0,5	40	7,0	1,7	35	9,1	2,8
ST	18	37,0	2,2	42	38,3	6,9	38	52,7	12,9
PT	27	4,7	0,6	40	3,8	1,4	27	4,9	1,3

Die Durchschnittszahlen für Labellarkalotte und *Praementum* liegen signifikant höher als diejenigen einer Sagittalhälfte *in situ.* Da in unseren Präparaten die Zahlen teilweise stark streuen, ist

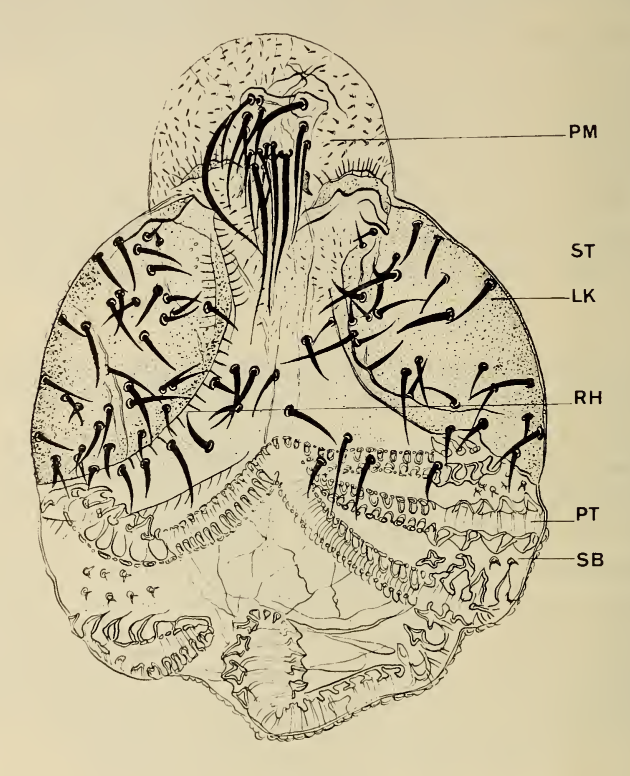


Abb. 4.

Maximalleistung einer Labialscheibe in einem 72-stündigen Larvalwirt. Spender verpuppungsreif. Abkürzungen wie in Abb. 1. Vergr. 120 ×.

es für die Beurteilung der Regulationsleistung nötig, dass wir Einzelfälle betrachten. In Abb. 4 ist die Maximalleistung einer Labialscheibe dargestellt, die in eine junge Larve zurückversetzt wurde. Das metamorphosierte Implantat ist bilateral symmetrisch; wir können zwei deutlich getrennte Labellarkalotten unterscheiden, welche zusammen 84 *Sensillae trichodeae* aufweisen (*in situ* 37,0 ± 2,2 pro Labellarkalotte). Pseudotracheen sind vier ganz ausgebildet und zwei als Fragmente (*in situ* 4,7 ± 0,6). Auf der *Praementalplatte* stehen 16 Borsten (*in situ* 11,3 ± 1,2).

Wir stellen somit fest, dass eine Labialscheibe in einem Wirt des mittleren dritten Stadiums (72 ± 4 h) imstande sein kann, annähernd einen totalen *Medi-* bzw. *Distiproboscis* zu differenzieren. Die Leistung einer einzelnen Labialscheibe entspricht damit der prospektiven Bedeutung eines Labialscheiben p a a r e s.

6. Diskussion

Wie für die Genitalscheibe (Hadorn, Bertani und Gallera, 1949, Ursprung, 1959) gilt auch für die Labialscheibe, dass sie unmittelbar vor der Verpuppung noch nicht fest determiniert ist. Die «regulative Mehrleistung» ist auch hier eine Funktion der Zeit, welche einer Spenderscheibe zur Verfügung steht während ihres Aufenthaltes im Larvalwirt. Wir müssen uns fragen, ob wir den Begriff «Regulation» für nicht fragmentierte Organanlagen verwenden dürfen. Diesem Problem begegnen wir auch bei Pantelouris und Waddington (1955). Diese Autoren beschreiben Fälle, in denen Flügelscheiben *Mesonotum*-Strukturen der korrespondierenden Defektseite differenzierten. Nach diesen Ergebnissen nehmen sie an, dass die Mesothorakalscheiben ursprünglich einen einheitlichen Komplex bildeten, der sich im Laufe der Evolution in zwei bilateralsymmetrische Hälften teilte. Mit Zuhilfenahme der Feldtheorie der Scheibenorganisation (Hadorn, Bertani und Gallera, 1949) kann auch in unserem Fall der Ersatz von spiegelbildlich homologen Strukturen als regulative Doppelbildung aufgefasst werden.

In Übereinstimmung mit Pantelouris und Waddington dürften wir somit den Ausdruck «Regulation» verwenden. Allerdings muss hervorgehoben werden, dass in unseren Versuchen während des Aufenthaltes im jungen Larvalwirt eine Zellvermehrung stattfinden kann. Der Regulationsvorgang würde dann darin bestehen, dass das neu gebildete Blastem spiegelbildlich organisiert wird.

7. Zusammenfassung

Die Differenzierungsleistung der Labial-Imaginalscheibe wurde *in situ* und in Transplantationsexperimenten untersucht. Die Labialscheiben differenzieren *Medi- und Distiproboscis.* Die Entwicklungsleistung einer Scheibe kann die prospektive Bedeutung eines

Labialscheibenpaares erreichen, wenn jene in einen Wirt des mittleren dritten Stadiums implantiert wird.

Summary

The differentiations formed by the labial imaginal disc have been studied in situ and by means of transplantation experiments. This disc contains the primordia for a sagital half of the medi- and distiproboscis. A single disc which is transplanted into a younger larva of the third instar can differentiate into a complete proboscis corresponding to the normal differentiation of a pair of labial discs.

Résumé

Les potentialités du disque imaginal labial ont été étudiées *in situ* et par des expériences de transplantation. Chaque disque donne normalement une moitié gauche ou droite de mediproboscis et de distiproboscis. Lorsqu'il est implanté dans un jeune hôte du troisième stade un disque seul peut former une proboscide complète.

LITERATUR

Demerec, M. 1950. *Biology of Drosophila*. New York, 632 pp.

Hadorn, E., G. Bertani und J. Gallera. 1949. *Regulationsfähigkeit und Feldorganisation der männlichen Genital-Imaginalscheibe von Drosophila melanogaster*. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl. Mech. Org. 144: 31-70.

Hadorn, E. und P. S. Chen. 1956. *Die Feldorganisation der Spermatheken-Anlage bei Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool. 63: 268-277.

Pantelouris, E. M. and C. H. Waddington. 1955. *Regulation capacities of the wing and haltere discs of wilde type and bithorax Drosophila*. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl. Mech. Org. 143: 39-46.

Ursprung, H. 1959. *Fragmentierungs- und Bestrahlungsversuche zur Bestimmung von Determinationszustand und Anlageplan der Genitalscheiben von Drosophila melanogaster*. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl. Mech. Org. 151: 504-558.

— 1962. *Einfluss des Wirtsalters auf die Entwicklungsleistung von Sagittalhälften männlicher Genitalscheiben von Drosophila melanogaster*. Dev. Biology. 4: 22-39.